Ph. Van Tieghem's Anschauungen über den Bau der Balanophora-Knolle

von

Prof. **E. Heinricher.**

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. April 1908.)

Ungefähr gleichzeitig mit mir hat sich auch Van Tieghem mit dem Studium des Baues von *Balanophora* beschäftigt. Unter dem Titel: »Sur les Inovulées. Première Partie. I. Ordre des Loranthinées 1. — Alliance de Balanophorales« veröffentlichte er seine Ergebnisse in den »Annales des Sciences Naturelles, Botanique, 9ᵉ Serie, Tome VI« (1907, p. 125—258). In einer »Note ajoutée après l'impression« vom 15. November 1907 nimmt er kurz Stellung zu meiner in diesen Berichten[1] erschienenen Abhandlung »Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Balanophora*«.

In seiner mit Figuren im Texte oder Tafeln nicht ausgestatteten Abhandlung äußert Van Tieghem eine merkwürdige Auffassung vom Baue der *Balanophora*-Knolle, eine Auffassung, die mir nach Betrachtung der in meiner Abhandlung von Knollendurchschnitten in den Figuren 1 und 2 der Tafel gegebenen photographischen Reproduktionen ganz unerwartet und unfaßbar vorkommt und die, wie er selbst sagt, im Gegensatz steht mit der Ansicht aller Forscher, die sich seit R. Brown mit dem Studium von *Balanophora* beschäftigt haben. Diese alle haben angenommen, daß in die *Balanophora*-Knolle Elemente der Wirtswurzel übertreten. Die Richtigkeit dessen

[1] März 1907.

habe ich als sichergestellt angesehen und bin in meiner angezogenen Arbeit nur dafür eingetreten, diesen Elementen, auf Grund ihres anatomischen Aufbaues, mehr aber noch ihrer Abstammung von der Wurzel der Nährpflanze, den Namen »Wurzeln oder Wurzeläste, Wurzelauszweigungen« zu geben, statt der früher gang und gäben Bezeichnungen »Gefäßstränge«, »Gefäßbündel«, »Holzstränge«.

Während dieser Auffassung nach die *Balanophora*-Knolle immer ein Zwittergebilde ist, aufgebaut teils aus eigenem Gewebe, teils aus solchem der Wirtspflanze und ich diesen symbiontischen Charakter besonders betont habe, sieht Van Tieghem die ganze *Balanophora*-Knolle als einheitliches, nur aus *Balanophora*-Gewebe bestehendes Gebilde, die Wurzelauszweigungen der Wirtspflanze also nicht als solche, sondern als je einen der *Balanophora* angehörigen »Zentralzylinder«, eine »Stele«, an.

In der Schilderung des Querschnittsbildes eines solchen »Zentralzylinders« nach Van Tieghem, respektive einer Wirtswurzelauszweigung nach mir, herrscht bei uns beiden weitgehende Übereinstimmung, nur in der Deutung größte Verschiedenheit. Um diese zu erläutern, muß ich den Leser bitten, das Querschnittsbild einer solchen Wurzelauszweigung, das ich in Fig. 6 der Tafel meiner zitierten Abhandlung nach mikrophotographischer Aufnahme vorführte, zur Hand zu nehmen. Nach meiner Auffassung ist der wesentliche Teil desselben der Wirtswurzelauszweigung angehörig. Wir finden einen zentralen Holzkörper, durch markstrahlenähnliches Gewebe nach außen in radiär verlaufende Streifen zerklüftet, wir erkennen bei stärkerer Vergrößerung um denselben herum ein Kambium und außerhalb des letzteren ein kleinzelliges Rindengewebe. In der Deutung dieser Teile stimmt Van Tiegheim mit mir überein, allerdings mit dem Unterschiede, daß all das Genannte bei Van Tiegheim der *Balanophora* angehört — nach mir, der Wirtswurzel. Den besprochenen Komplex umschließt nun meiner Ansicht nach Knollenparenchym der *Balanophora*, und zwar stets zunächst mit einigen Schichten, deren Zellen kleiner als das übrige Knollenparenchym und die zudem ausnahmslos durch verholzte Wandungen ausgezeichnet

sind.[1] Bezüglich der Zugehörigkeit dieses Gewebes zu *Balanophora* und der Verholzung stimmt Van Tieghem bei, hingegen weicht wieder die Deutung wesentlich ab. Die inneren Lagen des verholzten Parenchyms deutet er als einen Perizykel, die äußerste spricht er als eine wohl unterscheidbare Endodermis an und infolge des Vorhandenseins dieser Differenzierungen ist der ganze Strang nach ihm ein »Zentralzylinder«.

Ich muß nun gestehen, daß die verholzten Rindenlagen in der Tat gewissermaßen eine mehrschichtige Scheide um jede Wurzelauszweigung bilden, und daß der Zusammenhang zwischen den Elementen der Wirtswurzelauszweigung und dieser Scheide ein äußerst inniger ist. Und wenn auch jeder, der einen Schnitt durch eine frische oder gut konservierte *Balanophora*-Knolle und die tragende Wirtswurzel macht, unzweifelhaft das Austreten von Auszweigungen der letzteren in die Knolle wahrnimmt (denn eine entgegengesetzte Auffassung hat bisher nur Van Tieghem vorgetragen), so ist doch zuzugeben, daß das Erkennen der Grenze zwischen dem Gewebe der Wirtswurzelauszweigung und dem der *Balanophora* wenigstens zunächst Schwierigkeiten bereitet.

Entschieden muß ich aber bestreiten, daß die genannte mehrschichtige Scheide verholzter Parenchymzellen, die die einzelne Wurzelauszweigung umgibt, eine Unterscheidung einer besonderen äußersten Lage, die Van Tieghem Endodermis nennt, von dem inneren Teil (Perizykel) zuläßt. Die äußerste Zellage ist in keiner Weise von den Zellen des »Perizykels« unterschieden. Auch ist die verholzte Scheide keineswegs überall gleich ausgebildet und die fünf Zellagen, die Van Tieghem für den Perizykel allein in Anspruch nimmt, werden nur selten und nur lokal anzutreffen sein.[2] Wie die angezogene

---

[1] Bemerken muß ich, daß Van Tieghem zum Teil auf dem Studium derselben Arten fußt wie ich, nämlich *Balanophora elongata* und *B. globosa*, jedoch auch einige weitere Arten zur Verfügung hatte. Ohne Bedeutung für die hier behandelten Fragen ist es, daß Van Tieghem die Arten der Gattung *Balanophora* älterer Nomenklatur in vier Gattungen gespalten hat, demzufolge *Balanophora elongata* und *B. globosa* bei ihm zur Gattung *Balaniella* gezogen werden.

[2] Bei *B. globosa* ist diese Scheide meist weniger ausgeprägt als bei *B. elongata*. Überhaupt ist die Differenzierung derselben in den unteren (basalen)

Fig. 6 der Tafel in meiner Abhandlung zeigt, besteht die ganze Scheide (Endodermis + Perizykel nach Van Tieghem) durchschnittlich nur aus drei Zellagen und kann aus derselben Abbildung auch der Mangel einer differenzierten, der Endodermis Van Tieghem's entsprechenden Schicht wohl entnommen werden.

Außer der befremdenden Ansicht, die eben erörtert wurde und durch die hervorgeht, daß Van Tieghem das Austreten von Auszweigungen aus der Wirtswurzel in die *Balanophora*-Knolle leugnet, gelangt er in seiner Abhandlung aber noch zu einer zweiten, nicht weniger eigentümlichen Deutung, die allerdings gewissermaßen die Folge der ersteren darstellt.

Solms-Laubach[1] war der erste, der in den in die *Balanophora*-Knolle übertretenden Auszweigungen der Wirtswurzel die so eigenartigen, großen Thalluszellen des Parasiten erkannte und beschrieb. Ich habe l. c. das generell Wichtigste über diesen Thallus mitgeteilt und glaube in der Mikrophotographie, die durch Fig. 5 der Tafel wiedergegeben ist, das erste anschauliche Bild über diesen Thallus veröffentlicht zu haben. Detailstudien über denselben wird in diesen Berichten mein Schüler und derzeitiger Assistent Max Strigl veröffentlichen.

Auch Van Tieghem sind diese großen, merkwürdigen Zellen nicht entgangen; er erkennt sie zwar auch als Elemente der *Balanophora* an, aber keineswegs als Thalluszellen, sondern sieht in ihnen ein System von Sekretionszellen, den »Zentralzylindern« der *Balanophora* angehörige Elemente. Näher wird auf ihre Funktion nicht eingegangen; an einer Stelle heißt es »de grandes cellules sécrétant de l'huile essentielle«.

So wie die Auffassung der Wirtswurzelauszweigungen als der *Balanophora* eigene »Zentralzylinder«, so muß auch die der Thalluszellen als »Sekretionszellen« — in dem Sinne Van Tieghem's — entschieden abgelehnt werden.

Knollenpartien im allgemeinen viel ausgesprochener als bei den oberen. Auf Details in Van Tieghem's Arbeit will ich hier nicht eingehen, weil solche viel besser in der angekündigten Arbeit über den Thallus von *Balanophora*, welche Herr Strigl bald zur Veröffentlichung bringen wird, ihren Platz finden.

[1] Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen (Abh. der naturf. Ges. zu Halle, Bd. XIII, H. 3, 1875, p. 33).

Ich möchte noch auf einige Schwierigkeiten hinweisen, mit denen die Van Tieghem'sche Auffassung zu kämpfen hat. Van Tieghem, der eine recht genaue anatomische Untersuchung von *Balanophora* vorgenommen hat, beschreibt z. B. für *B. elongata* ganz richtig, daß in der Nähe der Insertion einer Knolle ein einziger Zentralzylinder vorhanden, diese Region also monostelisch sei; daß durch Teilung dieser Stele dann vier oder fünf im Kreise angeordnete aufträten, die vielfach Größenunterschiede aufwiesen, und daß diese eingeleitete Polystelie durch weitere Teilung auf 10, 18 und mehr Stelen anwachse, die schließlich in dem Wulst zurückbleiben, der den endogen entstandenen und hervortretenden Infloreszenzsproß umscheidet. In diesen treten die Stelen also nicht über. Nach meiner Auffassung liegt natürlich im monostelen Basalteil die primäre Auszweigung der Wirtswurzel in die Parasitenknolle vor, die sich dann weiter in der angedeuteten Weise teilt und zu dem »polystelen« Aufbau Van Tieghem's führt.

Van Tieghem erkennt auch das System der »Cribrovasalstränge«, d. i. der, auch nach meiner und anderer Autoren Meinung, der *Balanophora* eigenen Leitstränge, die zunächst einen äußeren Kreis bilden, zu denen später, in der »polystelen« Phase, noch ein innerer Komplex solcher sich zugesellt, der seine Fortsetzung auch im Blütensproß findet. Das sind nach ihm von den Stelen scharf zu scheidende, eben einfache »Cribrovasalstränge« und da diese allein in dem Infloreszenzsproß vorhanden sind, sei dieser astelisch »en prenant ce mot dans toute sa généralité«. Er führt dann p. 162 anknüpfend aus: »Es ist nicht ohne Interesse zu bemerken, daß dieser Typus von Stengelstruktur (Astelie), vor der Einführung der Begriffe Stele und Meristele in die Wissenschaft, derjenige war, welchen man der Gesamtheit der vaskulären Pflanzen zuschrieb. Man zerlegte damals den Stengel, wie man weiß, in Epidermis, Grundgewebe und Fibrovasalstränge. Eine vertiefte Analyse ließ nach und nach diesen Typus von allen Klassen der Rhizophyten verschwinden. Heute tritt er wieder in einer eigenen Gruppe der Dicotylen auf, aber allerdings nur in einem Teil des Stengels, dem derivaten Teil (der aus der Knolle hervorbrechende Blütensproß H.), denn der andere Teil, der primitive

Teil (das Rhizom nach Van Tieghem, d. i. die *Balanophora*-Knolle[1] H.) bietet die schönste und vollständigste Manifestation, welche augenblicklich für den polystelen Typus bekannt ist.«

Man muß sagen, die Stelärtheorie, in deren künstlicher Schematisierung Van Tieghem doch etwas zu weit gegangen ist, hat ihren Begründer ganz in ihren Bann genommen und hier Irrwege betreten lassen, die beträchtlicher sein dürften als diejenigen, die Van Tieghem Göppert zuschreiben will.

Diese »schönste und vollständigste Manifestation des polystelen Typus« existiert nicht, denn die Stelen sind eben Auszweigungen der Wirtswurzel und nicht eigenes Bildungsprodukt der *Balanophora*-Knolle. Die Verschiedenheit im Bau des Rhizoms und des Blütensprosses hätte Van Tieghem eigentlich doch stutzig machen sollen, das Auftreten von zwei Arten so verschieden gebauter Leitungsbahnen, wie es die Zentralzylinder (rekte Wirtswurzelauszweigungen) und die einfachen Cribrovasalbündel sind, in einer und derselben Pflanze, sein Befremden erregen müssen. Ebenso die Tatsache, daß die trachealen Elemente in den Stelen (Wirtswurzelzweigen) und den Cribrovasalbündeln ganz verschiedene Architektur zeigen, was ja leicht erklärlich wird, da es Holzelemente verschiedener Pflanzen sind, hingegen es sehr auffällig wäre, wenn sie in der Tat einer und derselben Pflanze gehören würden. In gleicher Weise müßte es befremdlich erscheinen, daß in den einen dieser Leitungsbahnen, den »Stelen«, Van Tieghem's Sekretzellen konstant vorkommen, in den andern, den Cribrovasalbündeln ebenso konstant fehlen.

In einer Beziehung kann aber das Interesse Van Tieghem's an *Balanophora* bestehen bleiben, denn in seinem Sinne ist nicht nur der Infloreszenzsproß, sondern auch das Rhizom (die Knolle), und somit die ganze Pflanze, astelisch.

---

[1] Die Bezeichnung Knolle scheint mir hier besser, insofern sie über den morphologischen Wert nichts sagt, während unter Rhizom stets ein Stammgebilde verstanden wird. Vom physiologischen Standpunkte ist die *Balanophora*-Knolle ein Reservestoffbehälter und dies ist mit dem Begriff Knolle ja auch ausgedrückt. Morphologisch ist sie bei *Balanophora* gar nicht differenziert.

Endlich müßte es Van Tieghem aufgefallen sein, daß, wenn seine Vorstellung über den Aufbau von *Balanophora* richtig wäre, die so geringe Abgrenzung zwischen Wirt und Parasit unterhalb der Basis des letzteren, an der Insertionsstelle, kaum verständlich bliebe. Einerseits im freien, untersten Teil der Knolle die scharf abgegrenzte »Stele«, andrerseits gleich unterhalb in der Wirtswurzel das Verschwinden derselben ohne jede scharfe Grenze. Die Unklarheit über die Insertion tritt in der kurzen Beschreibung, die Van Tieghem p. 187 gibt, auch deutlich hervor. Er sagt: »En descendant vers l'insertion, on voit les vaisseaux de la stèle, tant primaires que secondaires, se tortiller sur eux-mêmes en tous sens (es ist dies das durch den Einfluß des sich entwickelnden Parasiten entstandene, abnorm ausgebildete Holzgewebe der Wirtswurzel) et c'est avec cette singulière forme contournée, due sans doute à la pression exercée, qu'ils passent dans le suçoir et qu'ils s'établissent en contact avec ceux de la racine nourricière«.

Die erwähnte geringe Abgrenzung wird aber unmittelbar einleuchtend, wenn man bedenkt, daß die »Stele« eben nur eine Auszweigung der Nährwurzel ist, also »Fleisch von eigenem Fleisch«, die am Insertionsorte nur durch geringe Qualitätsunterschiede in den Holzelementen und durch deren Lagerungsverhältnisse, ferner durch das Auftreten der Zellreihen des Parasitenthallus von der Beschaffenheit der übrigen Nährwurzel unterschieden ist.

In der Nachschrift, in welcher Van Tieghem meiner Arbeit über *Balanophora* gedenkt, wendet er sich besonders dagegen, daß ich seine »Zentralzylinder« (natürlich mit Ausschluß von Van Tieghem's Perizykel und Endodermis) als Wurzeln bezeichne. Nachdem er erwähnt hat, daß ich die großen Zellen, respektive Zellreihen in ihnen als Thallus des Parasiten auffasse, fährt er fort: »Mais alors que reste-t-il, dans le cordon ainsi fortement réduit, pour appartenir réellement à la plante hospitalière? Une partie d'anneau libérien centripète, en dehors, et une partie de cylindre ligneux centrifuge, en dedans: c'est trop peu pour constituer toute une véritable racine. Cette prétendue racine n'aurait donc ni épiderme, ni coiffe, ni écorce, ni endoderme, ni péricicle, ni faisceaux ligneux

primaires centripètes alternes avec des faisceaux libériens primaires, bref, aucun des caractères essentiels requis pour mériter ce nom«.

Dem muß ich jedoch entgegenhalten, daß ich in meiner Schrift mich durchaus nicht auf den Ausdruck Wurzeln steife. P. 11 heißt es: »Ich glaube, daß man die Auszweigungen der Wirtswurzeln in den *Balanophora*-Knollen in der Tat ruhig als Wurzeln oder doch Wurzeläste bezeichnen soll.« Mir war es darum zu tun, die früher üblich gewesenen Bezeichnungen »Gefäßbündel«, »Gefäßstränge«, »Holzstränge«, die zu wenig sagen, auszumerzen. Wurzeläste besonderer Art sind jene Auszweigungen, die einen zentralen Holzkörper, einen geschlossenen Kambiumring und Siebteil haben, gewiß. Ob es stark modifizierte Wurzeln sind, darüber läßt sich streiten; jedenfalls liegt es näher, sie als solche, denn etwa als Sprosse anzusehen. Die eigentümlichen Bedingungen, unter denen sie entstehen und leben, vermögen auch manche Abweichungen vom normalen Wurzelbau zu erklären. Der Mangel der Epidermis und einer primären Rinde, welch letztere man jedenfalls kaum zu unterscheiden vermag, erscheint nicht so unverständlich. Bis zu welcher Reduktion ist nicht die primäre Rinde bei den Wurzeln mancher Pflanzen mit endotropher Mykorrhiza gediehen! In solchen Wurzeln der Ericaceen schwindet bekanntlich die Rinde bis auf eine Zellage oder gänzlich. Und wer bezweifelt, in den Rindenwurzeln der Mistel metamorphe Wurzeln vor sich zu sehen? Haben die aber eine differenzierte Epidermis? Nein; sie wäre ihnen ja auch nur hinderlich, ebenso wie sie bei den völlig in den Dienst des Parasiten übergegangenen Auszweigungen der Wirtswurzel innerhalb der *Balanophora*-Knolle für den Parasiten nur unzweckmäßig erschiene.

Was den Mangel der Unterscheidbarkeit von Hadrom- und Leptomstrahlen in den Wurzelästen innerhalb der *Balanophora*-Knolle betrifft, so ist darauf hinzuweisen, daß gerade der zentrale Teil der Auszweigungen durch die ihn hier in Längsreihen stets durchsetzenden Thalluszellen des Parasiten am meisten gestört ist, und zwar offenbar schon von der Anlage an; denn in die durch den Parasiten angeregte Auszweigung

dringen die Elemente des Thallus offenbar schon zu einer Zeit vor, da dieselben noch jeder Differenzierung ermangeln.

Was endlich das Fehlen einer Wurzelhaube an den genannten Wurzelästen betrifft, so verhält es sich zwar tatsächlich so; allein, ich meine, auch darin wäre kein unüberwindliches Hindernis für die Auffassung, daß jene Auszweigungen — natürlich modifizierte — Wurzeln seien, gegeben. Auch rücksichtlich der Haube kennen wir ja Fälle genug, in denen wir es mit einer mehr oder weniger weitgehenden Rückbildung derselben zu tun haben. An den Rindenwurzeln der Mistel fehlt die Differenzierung einer solchen vollständig, an den Mykorrhizenwurzeln der Ericaceen ist sie nur andeutungsweise vorhanden.

Die Verhältnisse an den Vegetationsspitzen der Wirtswurzeläste in den *Balanophora*-Knollen bedürfen noch eingehender Studien. Nach dem bisher Gesehenen scheint mir, als ob ihr Vegetationspunkt sehr rückgebildet und eigentlich von einer Kappe überdeckt wäre, die embryonales Gewebe der *Balanophora* zu sein scheint.[1] Während die Wurzelauszweigungen im allgemeinen als Strombahn für die Zufuhr alles Nährmaterials für den Parasiten dienen, scheint das an ihrem Scheitel liegende embryonale Gewebe des Parasiten von dem ihm zugeführten Überfluß an Nährmaterial (die Endbahn dieser Zuleitung dürfte durch die obersten Thalluszellen hergestellt sein) auch an die meristematischen Elemente der Wurzelauszweigung abzugeben, beziehungsweise für ihre Ernährung zu sorgen. So kehrt sich hier das Verhältnis zum Teil vielleicht in der Weise um, daß an diesen Stellen lokal das Gewebe der Wirtswurzel von den Vorräten des Parasiten zehrt. Auch ist es noch zu prüfen, ob nicht an diesen Polen der Wurzeläste überhaupt die Hauptzellbildungs- und Zellvermehrungsstätten für den Körper der *Balanophora* vorliegen.

Wie gesagt, bedürfen diese Verhältnisse noch eingehender Prüfung und ich betone nochmals, daß es mir weniger darauf ankam und ankommt, die Auffassung zu vertreten, die vom Wirte in die *Balanophora*-Knolle entsendeten Auszweigungen

[1] Eine dies erläuternde Abbildung wird die angekündigte Abhandlung meines Assistenten bringen.

seien als Wurzeln zu bezeichnen, als vielmehr darauf, für dieselben den gewiß berechtigten Namen »Wurzeläste« oder »Wurzelauszweigungen« einzubürgern.

Zusammenfassend ließe sich etwa sagen:

1. Die Van Tieghem'sche Auffassung von dem Vorkommen von »Zentralzylindern« oder »Stelen« in der Knolle von *Balanophora*, die als dieser zugehörige Gewebe betrachtet werden, ist nicht richtig. Das, was er als »Zentralzylinder« bezeichnet, sind die Auszweigungen, welche die Wurzel der Nährpflanze in die Parasitenknolle entsendet. Nur die von Van Tieghem als Perizykel + Endodermis bezeichnete Scheide um die genannten Auszweigungen gehören in der Tat zum Gewebe des Parasiten.

2. Ebenso unrichtig ist Van Tieghem's Ansicht, daß die großen Zellen in jenen »Zentralzylindern«, d. h. in den Wurzelauszweigungen, ein Sekretionssystem der *Balanophora* seien; jene sind vielmehr der schon von Solms-Lanbach erkannte Thallus des Parasiten, mit dem er die in der Knolle befindlichen Auszweigungen der Nährwurzel durchwuchert.

3. Im Sinne Van Tieghem's ist nicht nur der endogen aus der Knolle entspringende Infloreszenzsproß, sondern auch die Knolle, somit die ganze *Balanophora*-Pflanze astelisch.

4. Bei der Diskussion der morphologischen Wertigkeit der aus der Wirtswurzel in die Parasitenknolle vordringenden Auszweigungen wird — vorläufig noch hypothetisch — eine sehr eigenartige Wachstumsweise dieser Auszweigungen erörtert, die, falls sie sich bewahrheitet, die Verlängerung und das Weiterwachsen jener Wirtswurzeläste durch das Parasitengewebe geleitet erscheinen läßt und lokal eine Ernährung von Geweben der Wirtswurzel durch das Parasitengewebe — also eine Umkehrung der normalen Verhältnisse — bedeuten würde.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität,

am 2. April 1908.